BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 407, septembre-octobre 1976, Zoologie 284

Cycle biologique de *Parasymphylodora markewitschi* (Kulakovskaya, 1947) (Trematoda Digenea, Monorchiidae)

par Monique Lambert *

Résumé. — Étude du cycle de *Parasymphylodora murkewitschi* (Kulakovskaya, 1947), Trématode parasite de l'intestin postérieur du Téléostéen *Leuciscus cephalus* L. (Cyprinidae). Les cercariaeum se développent dans des rédies infestant un Mollusque Prosobranche : *Bythinia tentaculata* L. On décrit le mode d'infestation et l'enkystement de la métacercaire chez deux autres Gastéropodes : *Limnaea limosa* L. et *Bythinia tentaculata* L.

Abstract. — Life history of *Parasymphylodora markewitschi* (Kulakovskaya, 1947) (Digenea : Monorchiidae).

The life history of *Parasymphylodora markewitschi* Kulakovskaya, 1947, Trematoda occurring in the hindgut of the Teleostean fish *Leuciscus cephalus* L. (Cyprinidac) is studied. The cercariae develop into rediae infecting the Prosobranchi mollusc, *Bythinia tentaculata* L. The transmission pattern and the metacercarian encystment are described also in two other Gasteropoda : *Limnaea limosa* L. and *Bythinia tentaculata* L.

Asymphylodora markewitschi a été découvert par Kulakovskaya en 1947 chez *Leuciscus cephalus*, en Russie, dans le fleuve Dnieper. Nous avons retrouvé ce parasite, chez ce même hôte, dans les rivières du Midi de la France. Nous avons découvert dans les conditions naturelles les différents stades larvaires et réalisé expérimentalement le cycle évolutif de ce Digène. L'étude des formes larvaires permet de placer ce Trématode dans le genre *Parasymphylodora*.

Parasymphylodora markewitschi (Kulakovskaya, 1947)

Hôte : *Leuciscus cephalus* L.
Habitat : intestin postérieur.
Localité : Cadoule, rivière côtière de la région de Montpellier, se jetant dans l'étang de l'Or.

Adulte

Matériel étudié : 53 individus montés *in toto*, 5 débités en coupes sériées.

Le corps, aplati dorso-ventralement, allongé, mesure en moyenne 1,300 mm de longueur (0,940 — 1,700 mm) et 0,458 mm de largeur (0,375 — 0,555 mm). Il présente un tégument épineux sur la face ventrale jusqu'au niveau de l'ovaire.

* *Laboratoire de Parasitologie Comparée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, F 34060 Montpellier Cedex.*

La ventouse orale (184 × 157 µm) est légèrement plus petite que la ventouse ventrale (198 × 176 µm). Le rapport des ventouses, VO/VV, est égal à 0,897.

L'appareil digestif, qui débute au fond de la ventouse orale, se continue après un prépharynx court mais net (47 µm) par un pharynx globuleux (103 × 82 µm) et un court œsophage. Celui-ci se divise ensuite, en avant de la ventouse ventrale, en 2 longs cæcums qui dépassent, légèrement vers l'arrière, l'équateur du testicule.

De l'appareil excréteur, seule la vessie est visible. Elle a une paroi épaisse et une forme allongée, tubulaire et flexueuse (caractère que nous retrouverons chez les stades larvaires).

L'appareil génital mâle comprend un testicule unique, allongé longitudinalement (352 × 173 µm), et situé dans la moitié postérieure du corps. De sa partie antérieure, partent vers l'avant 2 canaux déférents qui se rejoignent juste avant de pénétrer dans la poche du cirre. Celle-ci, petite (169 × 92 µm), est située sur le côté gauche du corps. Le

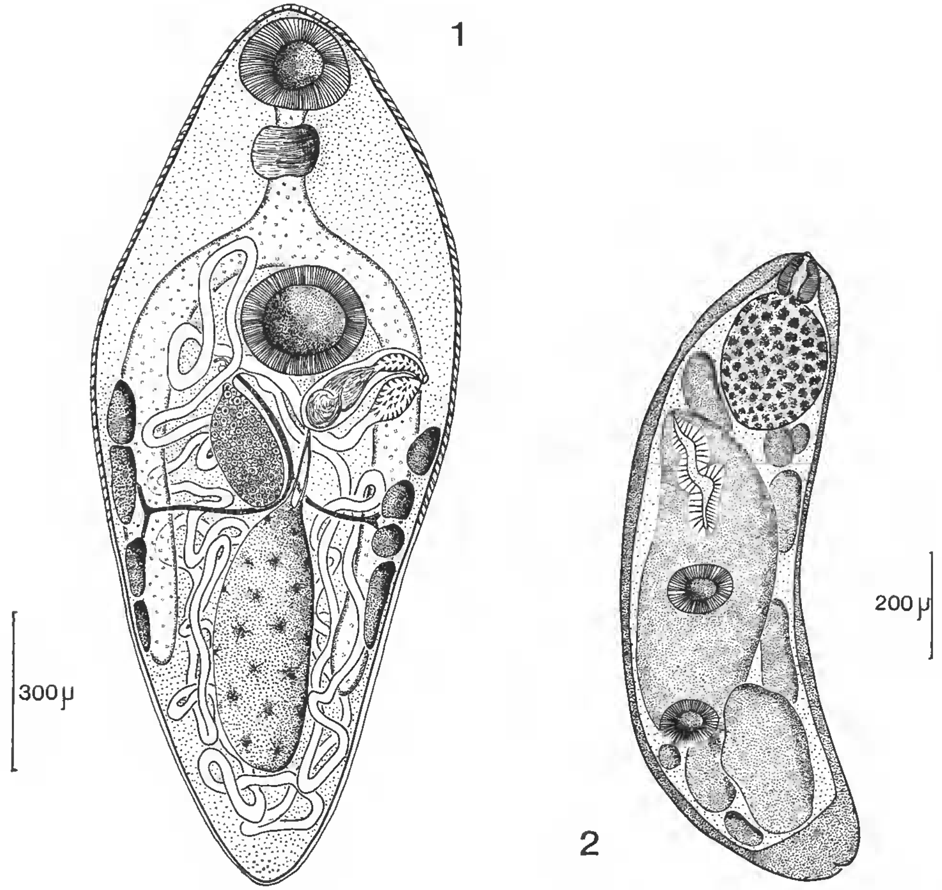

FIG. 1 et 2. — *Parasymphylodora markewitschi* (Kulakovskaya, 1947) : 1, organisation générale de l'adulte en vue ventrale ; les œufs ne sont pas représentés dans l'utérus ; 2, rédie.

cirre légèrement spinuleux, évaginable, aboutit à l'atrium génital qui s'ouvre ventralement, à mi-chemin entre la ventouse ventrale et le bord gauche du corps.

L'ovaire ovalaire (164 × 115 µm) est situé à droite, juste en avant du testicule. L'oviducte qui en est issu reçoit le conduit d'un petit réceptacle séminal. De ce carrefour génital part le canal de Laurer qui remonte et vient déboucher dorsalement au niveau du bord postérieur de l'acetabulum. Les glandes vitellogènes forment, de chaque côté du corps, des amas de follicules allant de la partie antérieure de l'ovaire au milieu du testicule. Elles semblent moins étendues vers l'arrière du côté droit. Les vitelloductes transverses passent entre le testicule et l'ovaire et s'unissent pour former le vitelloducte médian qui se jette dans l'oviducte.

L'utérus décrit, dorsalement, de nombreuses boucles dans la région postérieure jusqu'en arrière du testicule. Il remonte pour former une anse en avant de l'acetabulum. Il passe ensuite sur le côté gauche du corps et vient s'ouvrir dans l'atrium génital à côté de la poche du cirre. Dans sa portion terminale, il donne un petit métraterme légèrement épineux.

Les œufs operculés, très nombreux, sont de couleur brun-jaune, et mesurent en moyenne 24 × 15 µm.

Stades larvaires

Les œufs, rejetés avec les fèces du Chevaine *Leuciscus cephalus*, libèrent un miracidium qui pénètre dans un Mollusque Prosobranche : *Bythinia tentaculata* L., où il donne naissance à des rédies.

Rédies

Les rédies allongées mesurent en moyenne 1,312 mm de longueur (0,697 — 1,759 mm) et 0,354 mm de largeur (0,216 — 0,528 mm). Elles sont dépourvues d'apophyses latérales. Au pharynx globuleux (74 × 62 µm) fait suite un petit tube digestif sacciforme qui occupe, dans la partie antérieure, presque toute la largeur de la rédie (326 × 198 µm). Il est empli d'une substance brunâtre.

Le système excréteur est formé de très nombreuses cellules flammes groupées en grappes aux extrémités antérieure et postérieure. Les canalicules ne sont pas visibles mais nous avons distingué, de chaque côté, un collecteur antérieur et un collecteur postérieur qui s'unissent en un tronc commun débouchant latéralement à un pore excréteur. Le nombre de protonéphridies est variable (grappes de 6, 8, 10 et même 12).

Les rédies, localisées superficiellement dans le tortillon, renferment une dizaine de cercariaeum mais un ou deux seulement, prêts à être émis, sont mobiles.

Cercariaeum

Les stades larvaires de la sous-famille des Asymphylodorinae issus des rédies appartiennent à un groupe particulier. En effet, ces formes sont dépourvues de queue. Elles constituent le groupe des cercariaeum.

Le cercariaeum de *Parasymphylodora markewitschi* correspond au groupe *Parasquamosum*. En 1970, Bychovskaya-Pavlovskaya et Kulakova caractérisent ce groupe par une vessie tubulaire et flexueuse, un seul testicule et un système excréteur de formule : 2 [(3 + 3 + 3) + (3 + 3 + 3)] = 36.

Le cercariaeum de *Parasymphylodora markewitschi* a un corps transparent allongé (714 — 1 162 µm de long et 432 — 681 µm de large). Il présente, sur le vivant, dans la partie postérieure, une tache blanchâtre, correspondant à une grande vessie sinueuse.

La ventouse orale (106 × 98 µm) est légèrement plus petite que la ventouse ventrale (125 × 118 µm). Le rapport VO/VV est égal à 0,856.

A l'extrémité antérieure, au-dessus de la ventouse orale, se trouve un tout petit stylet (6 — 8 µm) à une seule pointe. Le tégument est recouvert de fines épines disposées ventralement sur les deux tiers antérieurs du corps. 15 à 18 glandes de pénétration sont localisées, de chaque côté du corps, entre le pharynx et la ventouse ventrale. Leurs canaux remontent vers la partie antérieure et passent dorsalement pour venir déboucher sur le bord supérieur de la ventouse orale de part et d'autre du stylet.

Le prépharynx, assez court, s'ouvre dans la ventouse orale. Le pharynx globuleux (64 × 48 µm) est prolongé par un œsophage relativement bref qui se divise en avant de la ventouse ventrale en 2 branches qui atteignent le tiers postérieur du corps.

La vessie excrétrice tubulaire, à parois épaisses (épithéliocystidé), est longue et flexueuse. Elle débute au niveau du bord antérieur du testicule et débouche à l'extrémité postérieure du corps. Le système excréteur peut être représenté par la formule : 2 [(3 + 3 + 3) + (3 + 3 + 3)] = 36.

Nous avons pu constater chez certains cercariaeum une multiplication des cellules flammes. Les groupes initiaux de 3 protonéphridies passent parfois à 4, 5, 6, ou 7. Ceci complique beaucoup la disposition du système excréteur. Nous pensons que cette multiplication tend à prouver que le cercariaeum n'est pas une « cercaire » typique, mais un stade intermédiaire entre cercaire et métacercaire.

Ce que semble confirmer le système génital déjà entièrement formé où le testicule mesure 110 × 50 µm, la poche du cirre 90 × 28 µm et l'ovaire 45 × 40 µm.

Nous avons eu des difficultés pour interpréter la chétotaxie de cette larve. Il existe une multitude de sensilles qui ne sont déjà plus symétriques. J. Richard (1971) dit que le cercariaeum de *Asymphylodora tincae* « présente un grand nombre de taches ressemblant à des papilles. Celles-ci sont réparties apparemment sans ordre sur 6 axes longitudinaux et sont numériquement variables d'un individu à l'autre sauf en ce qui concerne les cycles C I et C II ». Elle note aussi : « la présence d'un grand nombre d'éléments imprégnés est caractéristique des cercaires dont l'enkystement est rapide ».

Pour nous, tout ceci est encore en faveur de l'hypothèse considérant le cercariaeum comme stade intermédiaire.

Les balles germinatives se développant dans les rédies passent d'une dimension de 48 × 37 µm à une taille de 132 × 72 µm. Nous avons pu suivre l'apparition des différents organes du cercariaeum. Le tube digestif avec le pharynx se forment chez les larves mesurant 160 × 80 µm. Apparaissent ensuite les ventouses puis les canaux des glandes de pénétration. Lorsque les glandes, la vessie et les organes génitaux sont différenciés, le cercariaeum mûr et mobile est prêt à être émis.

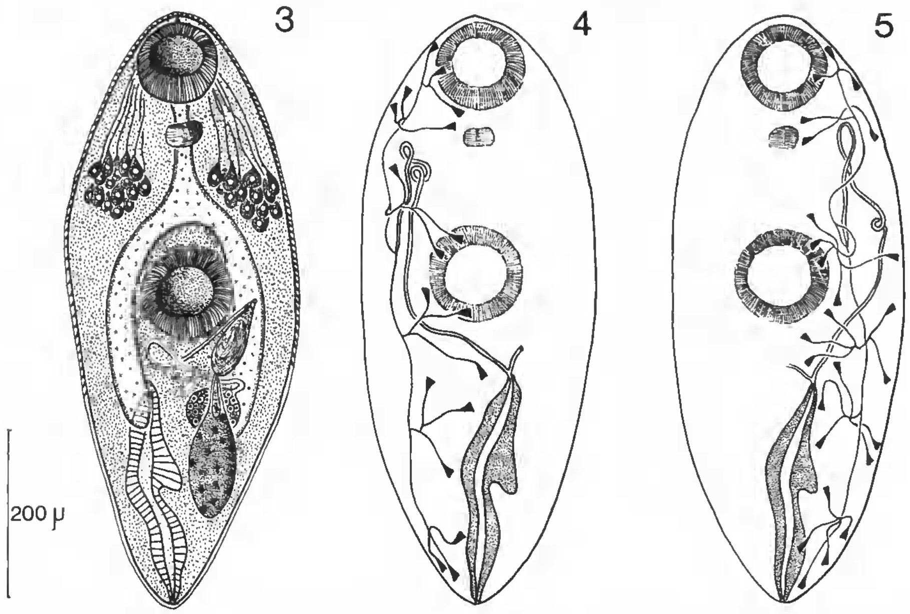

Fig. 3-5. — *Parasymphylodora markewitschi* (Kulakovskaya, 1947), cercariaeum : 3, organisation générale, vue ventrale ; 4, système excréteur initial, vue dorsale ; 5, système excréteur à un stade plus avancé, vue dorsale.

Comportement

Les cercariaeum étant des formes larvaires acerques, leur seul moyen de déplacement est la reptation grâce aux ventouses.

D'après Dubois (1929), ces larves atteignent ainsi en rampant le 2e hôte intermédiaire. Nos observations prouvent que l'infestation du 2e hôte ne résulte pas du déplacement des cercariaeum sur le substrat, mais d'un comportement très particulier.

Dès leur émission, les cercariaeum se déplacent sur le corps du *Bythinia* et atteignent un tentacule à l'extrémité duquel ils se fixent grâce à leur ventouse ventrale. La ventouse orale reste libre et mobile. Nous les avons observés en grand nombre dans cette position, les tentacules ayant alors un aspect plumeux (phénomène déjà observé par Wesenberg-Lund (1934) et Szidat (1943) pour *Cercariaeum paludinae impurae* ; par Biguet, Deblock et Capron (1956) pour *Cercariaeum squamosum* et par Stunkard (1959) pour le cercariaeum de *Asymphylodora amnicolae*.

Les *Bythinia* se déplacent les tentacules sensoriels en avant afin de localiser les obstacles. Ils peuvent ainsi heurter d'autres Mollusques. Les cercariaeum, qui se trouvent à l'extrémité du tentacule, vont de cette manière être en contact avec le Mollusque 2e hôte intermédiaire.

Dès que la larve touche un autre Mollusque, elle s'accroche à ce dernier par sa ventouse orale, elle rampe sur le corps de ce Mollusque 2e hôte, puis y pénètre afin de s'enkyster. Le passage du cercariaeum n'est possible que s'il y a contact entre deux Mollusques (phénomène déjà observé par Stunkard en 1959).

Tous les Mollusques reneontrés dans la Cadoule sont parasités par des métacercaires de *Parasymphylodora* (*Lymnaea*, *Bythinia*, *Succinea*).

Nous avons réalisé plusicurs expériences afin de mieux comprendre ce comportement particulier.

1. Nous avons essayé de savoir si le cercariacum change de support dès qu'il entre en contact avec un objet queleonque ou si cela ne se produit qu'avec un Mollusque vivant.

Nous n'avons jamais obtenu le passage du cercariaeum sur une aiguille montée, une tige de verre, ni sur une coquille vide de Limnée ou de Bythinie. Par contre, dès que le tentacule parasité entre en contact avec le corps d'un Mollusque, les cercariaeum quittent le tentacule et passent sur le 2e hôte. L'infestation, dans la nature, serait donc due à la promiscuité des Gastéropodes, le passage ne se faisant que lors du contact avec le corps d'un Mollusque vivant.

Ce comportement particulier du cercariaeum lors de l'infestation peut expliquer le taux élevé du parasitisme des Gastéropodes de la Cadoule en métacercaires. Dans les *Bythinia* jouant le rôle de 2e hôte intermédiaire, les métacercaires de *Parasymphylodora* se rencontrent durant toute l'année avec cependant un maximum en été où nous trouvons plus de 70 % de ces Mollusques parasités. En hiver, ce taux s'abaisse à 30 %.

Cette différence de taux de parasitisme peut résulter :

— d'une part, de la biologie des Bythinies. Durant la bonne saison, on les trouve en population dense, aecrochées aux plantes aquatiques. Il y a donc énormément de contacts, d'où de nombreuses possibilités d'infestation. Par contre, en hiver, la population moins importante, se récolte sur les fonds vaseux, ce qui entraîne peu de contacts.

— d'autre part, de la biologie des cercariaeum. Nous avons remarqué, en faisant vivre les *Bythinia* parasités dans des eaux à température croissante allant de 4°C à 37°C, que les sorties des cercariaeum se produisaient avec un maximum pour une température de 20°C.

2. Nous avons ensuite mis en évidence l'influence du parasite sur le comportement du 1er hôte intermédiaire.

Dès que nous touchons avec une aiguille montée un tentacule de Bythinie dépourvu de tout cercariaeum, il se rétracte. La même expérience réalisée avec des *Bythinia* dont les tentacules sont couverts de cercariaeum montre que ces tentacules ne se rétractent plus.

Nous nous sommes alors demandée si c'était la seule présence de cercariaeum sur le tentacule ou si c'était le fait du parasitisme viscéral par les rédies qui induisait ce changement dans le comportement du Mollusque.

Un *Bythinia* parasité par des rédies mais sans cercariaeum sur les tentacules rétracte ceux-ci dès qu'il touche un obstacle. C'est donc la présence des larves sur le tentacule qui paraît réduire les réactions tactiles. La rétraction ne s'effectue pas et ceci va faciliter le transfert d'hôte à hôte, donc favoriser le déroulement du cycle.

Stunkard, en 1959, dit que les cercariaeum quittent un Mollusque infesté et pénètrent uniquement dans des Mollusques non parasités. Dans le biotope étudié, du fait du taux élevé de parasitisme, nous avons observé à plusieurs reprises des kystes chez des *Bythinia* parasités par des rédies.

3. Enfin, de nos observations, nous pouvons conclure qu'il y a dans la nature un choix du 2e hôte intermédiaire. En effet, lorsqu'une *Lymnaea* est infestée par des métacercaires de *Parasymphylodora*, il y a toujours une infestation importante (10-20 kystes). Par contre, il n'y a jamais eu d'infestation massive chez les *Bythinia* où nous n'avons pas observé plus de 5 métacercaires. Dans les conditions expérimentales, nous avons cependant récolté jusqu'à 15 kystes.

Dans la nature l'hôte préférentiel est donc *Lymnaea limosa*.

Métacercaire

Les kystes sphériques mesurent en moyenne 267 × 255 µm. Ils sont entourés par une paroi mince, ce qui permet d'observer la métacercaire par transparence ou de l'extraire facilement.

De forme allongée, la métacercaire ressemble beaucoup au cercariaeum ; seuls le stylet et les glandes de pénétration ont disparu.

Cette différence anatomique confirme l'hypothèse que le cercariaeum n'est pas une véritable « cercaire », mais un stade plus avancé.

Mensurations

Longueur : 1,100 mm. Largeur : 0,460 mm. VO : 120 µm. VV : 150 µm. Ph : 90 × 60 µm. Vessie : 200 µm de long. Testicule : 160 × 100 µm. Poche du cirre : 150 × 30 µm. Ovaire : 80 × 60 µm.

Infestation de l'hôte définitif

L'infestation d'un *Leuciscus cephalus* le 25-V-1972 par 30 métacercaires enkystées, extraites de *Bythinia tentaculata*, a révélé lors de la dissection du Poisson le 13-VI-1972, soit 19 jours après, 17 *Parasymphylodora markewitschi* encore immatures, mais chez lesquels les glandes vitellogènes sont nettement visibles. Il faut donc plus de trois semaines pour obtenir, chez ce Poisson, des adultes ovigères.

Conclusion

Le travail de Bychovskaya-Pavlovskaya et Kulakova (1970) nous a permis d'identifier le *Cercariaeum* trouvé chez *Bythinia tentaculata* dans le Midi de la France comme étant *Cercariaeum parasquamosum*.

L'appareil génital, déjà formé chez les stades larvaires, montre une anatomie identique à celle de *Parasymphylodora markewitschi* adulte trouvé naturellement chez *Leuciscus cephalus*.

Cette assimilation de *Cercariaeum parasquamosum* avec le stade larvaire du genre *Parasymphylodora* a été soupçonnée par Bychovskaya-Pavlovskaya et Kulakova.

Les infestations expérimentales, qui nous ont permis de réaliser d'une part le passage cercariaeum-métacercaire et d'autre part le passage métacercaire-adulte, nous permettent d'affirmer que *Cercariaeum parasquamosum* est bien le stade larvaire de *Parasymphylodora markewitschi*, parasite de *Leuciscus cephalus*.

Ce Digène était connu, jusqu'à présent, chez ce Cyprinidae, sous le nom de *Asymphylodora markewitschi* et a été inclus dans le genre *Parasymphylodora* par Kulakova en 1972. Nos observations et notre expérimentation confirment le bien-fondé de cette nouvelle position systématique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Biguet J., S. Deblock et A. Capron, 1956. — Description d'une métacercaire progénétique du genre *Asymphylodora* Loos 1899, découverte chez *Bythinia leachi* Sheppard dans le Nord de la France. *Annls Parasit. hum. comp.*, **31** (5/6) : 525-542.

Bychowskaya-Pavlovskaya, I. E., et A. P. Kulakova, 1970. — *Cercariaeum* of the group « *Parasquamosum* » of the genus *Parasymphylodora* Szidat 1943 (Trematoda-Monorchidae). *Parazit. Sb. SSSR.*, **24** : 63-69. (*En Russe.*)

Dubois, G., 1929. — Les cercaires de la région de Neuchâtel. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. nat.*, **53** (2) : 3-177. Thèse.

Kulakova, A. P., 1972. — A new species of the genus *Parasymphylodora* (Trematoda-Monorchidae) and its larva. *Parazitologiya*, **6** (2) : 137-142. (*En Russe.*)

Kulakowskaya, O. P., 1947. — *Asymphylodora markewitschi* n. sp. Trematode digénétique des poissons du fleuve Dnieper. *Trav. Inst. Zool. Acad. Sci. Républ. Ukrainienne*, **1** : 152-154. (*En Russe.*)

Richard, J., 1971. — La chétotaxie des cercaires. Valeur systématique et phylétique. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, n^{lle} sér., sér. A, Zool., **67** : 1-179. Thèse.

Stunkard, H. W., 1959. — The morphology and life cycle of the digenetic trematode *Asymphylodora amnicolae* n. sp. ; the possible significance of progenesis for the phylogeny of the Digenea. *Biol. Bull.*, **117** (3) : 562-581.

Szidat, L., 1943. — Die Fischtrematoden der Gattung *Asymphylodora* Loos 1899 und Verwandte. *Z. Parasitenk.*, **13** (1) : 25-61.

Wesenberg-Lund, C., 1934. — Contribution to the Development of the Trematoda Digenea. Part II. The hiology of the freshwater Cercariae in Danish freshwaters. *Mém. Acad. Roy. Sci. Lett. Danemark*, Sect. Sci., **5** (3) : 223 p.

Manuscrit déposé le 15 janvier 1976.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3^{e} sér., n^{o} 407, sept.-oct. 1976, Zoologie 284 : 1107-1114.

Achevé d'imprimer le 28 février 1977.

IMPRIMERIE NATIONALE

6 564 004 5